

УДК 595.7 – 146.3/ – 146.9

На правах рукописи

Куанышбаева Меруерт Галымовна

**МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ  
ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: DIPTERA)**

03.00.09 – энтомология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Республика Казахстан

Алматы

2001

Работа выполнена на кафедре зоологии и ихтиологии Казахского государственного национального университета имени аль-Фараби

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент Салина Р.М.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Казенас В.Л.

кандидат биологических наук, доцент Чилдебаев Ж.Б.

Ведущая организация:

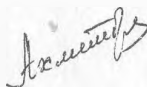
Казахский научно-исследовательский институт защиты растений

Защита состоится «14» декабря 2001 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 53.23.01 в Институте зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан по адресу: 480060, г. Алматы, аль-Фараби, 93, Академгородок, Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан.

Автореферат разослан «08» ноября 2001 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



Ахметбекова Р.Т.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** В настоящее время актуальными становятся вопросы рационального использования, охраны и воспроизводства животного мира. Изучение морфологии репродуктивной системы непосредственно связано с разработкой теоретических основ природопользования. У насекомых, как и у всех других живых организмов, непрерывность поколений зависит от успешного размножения. Как известно, длительность жизни имаго у насекомых очень короткая. Фактически у многих насекомых жизнь имаго прекращается после откладки яиц. Размножение насекомых основано на функционировании их половой системы.

Особенности строения репродуктивной системы представляют существенный барьер, препятствующий гибридизации разных видов. В отличие от географической и экологической, репродуктивная изоляция имеет решающее значение в процессе видообразования.

Изучение морфологии половой системы разных видов насекомых является чрезвычайно важным для сравнительной морфологии. Большое разнообразие типов строения репродуктивных органов является адаптивной структурной организацией для успешного обеспечения размножения насекомых. Сравнительно-морфологические исследования строения систем органов насекомых интересны с позиции эволюции онтогенезов, так как насекомые – одна из наиболее процветающих в настоящее время групп беспозвоночных благодаря огромному разнообразию их типов развития и жизненных форм, освоивших практически все экологические ниши.

Наиболее многочисленным в классе насекомых является отряд двукрылых, который насчитывает 80000 видов и свыше 130 семейств. Двукрылые включают группы насекомых, экологически адаптированных к разной среде обитания. Они отличаются по типу питания, взаимоотношению с другими организмами, развитию и биологии размножения.

Многие двукрылые имеют важное эпидемиологическое значение. Изучение морфологии репродуктивной системы необходимо для разработки методов направленной борьбы с ними. В то же время морфологические исследования репродуктивной системы необходимы для развития технической энтомологии. Двукрылые представляют одну из основных групп, которая используется в биотехнологии насекомых. Как известно, двукрылые активно участвуют в процессе переработки биоорганических отходов, получения кормового белка и биоудобрений, используются в борьбе с вредными насекомыми, являясь объектом испытания химических средств защиты растений и биопрепаратов. В биотехнологии насекомых важным вопросом является культивирование насекомых, что непосредственно связано с необходимостью знания морфо-физиологических особенностей репродуктивной системы видов.

Изучению морфологии репродуктивной системы двукрылых насекомых посвящены работы В.П. Дербеневой-Ухой (1942), J.C. Bequaert (1953), В.И. Сычевской (1960), З.Д. Сергеевой, В.Г. Левковича (1961), Н. Ulrich (1963), Э.И. Гана (1977), М.А. Лобанова (1979; 1984), А.И. Грязнова (1984; 1995), М. Cougi (1996), О.Г. Овчинниковой (1996) и др. Несмотря на достаточно хорошую изученность внешних признаков, столь необходимых для таксономии насекомых, морфология репродуктивной системы этой группы изучена недостаточно. Имеющиеся публикации, главным образом, посвящены изучению яичников, потенциальной плодовитости синантропных и кровососущих двукрылых. Наиболее изученными являются виды семейств Muscidae, Calliphoridae и Simuliidae.

Согласно Н.А. Кривошеиной (1977), сравнительно-морфологические исследования имагинальных форм двукрылых отстают от исследования личиночных стадий и недостаточны для решения многих таксономических и эволюционных вопросов.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы явились изучение особенностей морфологической дифференциации женской и мужской репродуктивных систем двукрылых разных систематических и экологических групп и проведение сравнительного анализа их строения с учетом биологии размножения и развития. В связи с этим поставлены следующие задачи:

- изучить анатомическое и гистологическое строение женской и мужской репродуктивных систем некоторых видов двукрылых;
- выявить морфологические особенности оогенеза и сперматогенеза в гонаде двукрылых на стадии имаго;
- установить тенденции развития, сходство и отличия структурной организации репродуктивных систем на основе сравнительного анализа полученных данных с учетом морфофункциональной дифференциации органов, экологии и биологии размножения исследуемых видов.

**Научная новизна.** Впервые описана морфология систем репродуктивных органов на анатомическом и гистологическом уровнях у самок и самцов 22 видов двукрылых. На основании систематизации полученных данных выделены 7 типов строения женской и 5 типов мужской репродуктивных систем у изученных видов двукрылых насекомых.

Получены новые морфологические особенности оогенеза и сперматогенеза на стадии имаго у двукрылых насекомых.

Выявлены тенденции развития типов строения репродуктивных систем 28 видов двукрылых самок и самцов, позволяющие говорить о становлении развития половых систем и разной скорости их эволюции.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

- описание анатомического строения женской и мужской репродуктивных систем двукрылых и систематизация выявленных типов строения;

- морфологические особенности гаметогенеза на стадии имаго: оогенеза и сперматогенеза изученных видов двукрылых;
- сравнение и установление основных тенденций морфологической дифференциации репродуктивной системы двукрылых с учетом функциональных особенностей и типов развития.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Изучение анатомии женской и мужской половых систем двукрылых насекомых представляет интерес для морфологов, физиологов и таксономистов. Сравнительные анатомические и гистологические данные необходимы для установления закономерностей онтогенеза и филогенеза органов репродуктивной системы отряда двукрылых. Изучение особенностей строения половой системы у разных видов и крупных таксономических групп важно для понимания функционального значения органов и их специализации в зависимости от биологии размножения и типа развития.

Материал может служить базой разработки биотехнологии насекомых и при изучении регуляции численности насекомых. Результаты диссертационной работы использованы при чтении спецкурсов «Закономерности онтогенеза животных» и «Общая энтомология» на биологическом факультете КазГУ имени аль-Фараби.

**Апробация работы.** Результаты исследовательской работы доложены на республиканских научных конференциях молодых ученых и студентов КазГУ им. аль-Фараби (г.Алматы, 1997 г., 1999 г.), на Международной научной конференции «Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана» (г.Алматы, 1999 г.), Международной научно-практической конференции «Достижения и перспективы развития коневодства в Казахстане» (г.Семипалатинск, 1999 г.), Международной научной конференции «Проблемы вузовской и прикладной науки в Республике Казахстан» (г.Астана, 1999 г.), Международной конференции «Молодые ученые – 10-летию независимости Казахстана» (г.Алматы, 2001 г.).

Работа обсуждена на объединенном научно-практическом семинаре кафедр зоологии и ихтиологии, гистологии и цитологии, физиологии человека и животных и биофизики КазГУ им. аль-Фараби (г.Алматы, 2000 г.), на производственном совещании лаборатории энтомологии Института зоологии МО и Н РК (г.Алматы, 2001 г.).

**Публикации:** по результатам исследований опубликованы 6 статей и тезисы к 4 докладам на конференциях.

**Структура и объем диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, изложения результатов исследования и их обсуждения, заключения, выводов, списка использованных источников, включающего 172 наименования и приложения. Материалы диссертации изложены на 138 страницах

машинописного текста, иллюстрированы 2 таблицами и 82 рисунками. Приложение содержит 5 таблиц, 1 рисунок и акт внедрения.

## 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Анализируются источники, посвященные изучению анатомии и гистологии репродуктивной системы, биологии размножения, оогенезу и сперматогенезу отряда двукрылых, класса насекомых.

## 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор двукрылых насекомых проводился в летне-осенние периоды 1997 – 1999 гг. в Абайском, Жарминском и Уржарском районах Восточно-Казахстанской области, окрестностях г. Семипалатинска, г. Курчатова, г. Алматы, г. Иссык, на Чоклакском орнитологическом стационаре Института зоологии МО и Н РК.

Сбор материала для исследования был обусловлен охватом представителей разных, наиболее широко распространенных семейств двукрылых.

Объектом исследования являются двукрылые насекомые, принадлежащие к двум основным подотрядам: *Nematocera* и *Brachycera* (отделы – *Orthorhapha* и *Cyclorhapha*).

Исследовались женская и мужская репродуктивные системы имаго двукрылых. Изучена сравнительная морфология репродуктивных органов 28 видов двукрылых (493 экз.), относящихся к 17 семействам отряда *Diptera*. За исключением 6 видов, по которым имеются данные в литературе, нами впервые изучена и описана морфология репродуктивных систем самок 18 видов и самцов 17 видов двукрылых. Перечень исследованных видов приводится в таблице 1.

Видовая принадлежность двукрылых насекомых установлена по определителям А.А. Штакельберга (1933) и Г.Я. Бей-Биенко (1969). Правильность определения видов была подтверждена доктором биологических наук Т.Н. Досжановым, кандидатами биологических наук К.А. Даутбаевой, Ф.С. Насыровым и А.Ж. Ракишевой.

Макроморфологическая методика заключалась во вскрытии и препаровке объектов. При препаровке были учтены методика вскрытия насекомых Е.Н. Павловского (1957) и предложения по технике микрохирургии Н.А. Тамариной (1963).

При гистологическом исследовании репродуктивной системы двукрылых насекомых были использованы общепринятые методики микротехники Б. Ромейса (1954) и Г.И. Роскина и Л.Б. Левинсона (1957). Было изготовлено 185 парафиновых блоков, из которых получены продольные и поперечные срезы органов репродуктивной системы, изготавливались тотальные

Таблица 1

Перечень семейств и видов исследованных насекомых отряда двукрылых

Подотряды, семейства	Виды	Анатомия		Гистология		Кол. экз.
		♀	♂	♀	♂	
I. Nematocera 1. Долгоножки Tipulidae	1. <i>Nephrotoma bispinosa</i> Alexander	+	+	+	+	23
2. Хируномиды Chironomidae	2. <i>Chironomus piger</i> Strenzke	+	+	+	+	18
II. Brachycera 3. Слепни Tabanidae	3. <i>Chrysops relictus</i> Mg. 4. <i>Atylotus flavoguttatus</i> Szilady	+	-	+	-	16 4
4. Ктыри Asilidae	5. <i>Machimus junctus</i> Beck.	+	+	+	+	21
5. Жужжалы Bombyliidae	6. <i>Villa quinquefasciata</i> Mg. 7. <i>Phthiria vagans</i> Lw. 8. <i>Bombylius discolor</i> Mikan	+	-	-	-	6 5 7
6. Журчалки Syrphidae	9. <i>Sphegina clunipes</i> Mg.	+	+	+	+	22
7. Otitidae	10. <i>Ceroxys munda</i> Lw.	+	+	+	+	19
8. Ulididae	11. <i>Timia erythrocephala</i> Wd.	+	+	+	+	24
9. Пестрокрыл- ки Tephritidae	12. <i>Orellia euura</i> Hering	+	+	+	+	26
10. Scatophagidae	13. <i>Scatophaga</i> <i>stercoraria</i> L. 14. <i>Acanthocnema</i> <i>glauescens</i> Lw.	+	-	+	-	11 12
11. Цветочницы Anthomyiidae	15. <i>Acroptena divisa</i> Mg. 16. <i>Leucophora buccata</i> Fll.	-	+	-	-	6 8
12. Настоящие мухи Muscidae	17. <i>Muscina stabulans</i> Fll. 18. <i>Musca domestica</i> L. 19. <i>Musca amita</i> Henn.	+	+	-	-	17 38 35
13. Желудочные оводы Gasterophilidae	20. <i>Gasterophilus</i> <i>intestinalis</i> De geer	+	+	+	+	21

14. Калифориды Calliphoridae	21. <i>Calliphora vicina</i> R.-D.	+	+	-	-	16
	22. <i>Lucilia caesar</i> L.	+	+	+	-	18
	23. <i>Lucilia sericata</i> Mg.	+	+	+	-	29
15. Саркофагиды Sarcophagidae	24. <i>Sarcophaga carnaria</i> L.	+	-	-	-	9
	25. <i>Sarcophaga haemorrhoidalis</i> Meig.	+	+	+	+	23
16. Тахины Tachinidae	26. <i>Tachina errans</i> R.-D.	+	+	+	-	12
17. Мухи-кровососки Hippoboscidae	27. <i>Ornithomya comosa</i> Austen	+	+	-	-	20
	28. <i>Hippobosca equina</i> L.	+	+	+	+	27
Всего:		22	23	18	14	493

Примечание – + изучена морфология репродуктивной системы, - не изучена

препараты из яйцевых трубочек насекомых.

Достоверность разницы средних арифметических показателей оценивалась по критерию Стьюдента (Плохинский, 1978).

### 3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

#### 3.1 Сравнительная анатомия репродуктивной системы некоторых двукрылых насекомых

У исследованных нами видов двукрылых насекомых яичники различаются не только по форме, но и по количеству и расположению яйцевых трубок. Принцип расположения овариол по отношению к яйцеводам у исследованных видов двукрылых неодинаков, в связи с этим мы выделяем два типа строения яичников. Первый тип характерен для большинства изученных видов. Гонада имеет типичное кистевидное строение, когда все проксимальные части овариол входят в начало яйцевода. Второй тип обнаружен у трех видов – *M. junctus*, *S. clunipes*, и *S. munda*, характеризующихся расположением яйцевых трубок, отличным от других видов. Оно заключается в том, что овариолы отходят от центрального выводного протока по всей его длине, располагаясь по обе его стороны.

Изученные виды двукрылых различаются по количеству овариол в обоих яичниках. Наибольшее количество яйцевых трубок в обоих яичниках обнаружено у видов *S. relictus* – 268, *Ch. piger* – 286, *N. bispinosa* – 430, что обусловлено откладкой яиц в воду и во влажную среду, и у *G. intestinalis* – 283 в связи с паразитизмом. Наименьшее количество овариол установлено у

гипобосцид *H. equina* и *O. comosa* – 2, что обусловлено специализацией этих видов на эктопаразитизме и переходом к живорождению.

От парных яичников отходят латеральные яйцеводы. Они, в свою очередь, сливаясь, образуют медиальный яйцевод. Границей между медиальным яйцеводом и вагиной служит область впадения протоков семяприемников и придаточных желез. У большинства яйцекладущих видов вагина почти не отличается по диаметру от медиального яйцевода. У живородящих видов *O. comosa*, *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis*, *T. errans*, *H. equina* она значительно увеличена, что связано с задержкой в этом отделе развивающихся яиц.

У видов *S. munda*, *T. erythrocephala*, *O. euura* репродуктивная система характеризуется наличием непарной совокупительной сумки, или бурсы. У *S. munda* и *O. euura* бурса расположена с латеральной стороны, а у *T. erythrocephala* она видна с вентральной стороны. Развитие бурсы связано со спецификой процесса копуляции и особенностью хранения спермы.

Матка представлена в виде двулопастного органа у видов *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis*; у *H. equina* и *O. comosa* – непарного мешкообразного отдела; у *T. errans* – в виде длинной трубки. В матке *S. carnaria* обнаружено в среднем 20 личинок, у *T. errans* – несколько сотен, у *H. equina* и *O. comosa* – по одному зародышу.

Количество семяприемников у исследованных видов различно: *Ch. piger* имеет один семяприемник, *G. intestinalis* – два, а все остальные виды по три семяприемника. У *H. equina* семяприемники отсутствуют в связи с редукцией. По форме резервуары семяприемников могут быть овальными, шаровидными, ампулообразными и трубковидными. У вида *G. intestinalis* два семяприемника отличаются друг от друга по размеру резервуаров. У *M. junctus* резервуары двух семяприемников имеют одинаковые размеры, тогда как третий отличается меньшим размером. Как отмечено выше, семяприемник может сопровождаться железой. В некоторых случаях выделения железы семяприемника разжижают сперму, усиливая продвижение сперматозоидов по семяпроводам. У исследованных нами видов двукрылых обнаружены две железы семяприемника только у *Ch. piger*, у остальных видов железы отсутствуют. У большинства видов в топографии семяприемников наблюдается асимметрия, то есть два семяприемника расположены с одной стороны и один с другой. У *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis*, *C. relictus*, *O. comosa*, *V. quinquefasciata*, *S. clunipes*, *O. euura* и *M. junctus* три семяприемника находятся с дорсальной стороны.

Протоки семяприемников открываются у большинства видов на месте перехода медиального яйцевода в вагину. Протоки семяприемников у четырех видов – *V. quinquefasciata*, *S. stercoraria*, *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis* непосредственно открываются в вагину, у *S. munda*, *T. erythrocephala*, *O. euura* они расположены несколько впереди отверстия бурсы.

Особенность в строении протоков семяприемников обнаружена у *C. munda*, *T. erythrocephala*, для которых характерно наличие трех резервуаров семяприемников, однако протоки от двух органов сливаются вместе, образуя общий канал. У *N. bispinosa* обнаружена специфика в наличии первичных и вторичных протоков семяприемников. Протоки всех трех семяприемников данного вида открываются в один общий проток. У *S. clunipes* проток семяприемника состоит из двух отделов: дистального – толстого и проксимального – тонкого. У *M. junctus* протоки трех семяприемников при входе в вагину тесно сближаются друг с другом и одеваются общей оболочкой.

У всех изученных нами видов двукрылых насекомых обнаружены придаточные железы. Специфика строения органов половой системы заключается в наличии непарной придаточной железы, или одной и двух пар придаточных желез. Большинство видов обнаруживают наличие одной пары придаточных желез. Четыре вида (*V. quinquefasciata*, *M. amita*, *M. domestica*, *H. equina*) имеют по две их пары. Исключение составляет *Ch. piger*, для которого характерно развитие непарной придаточной железы.

Придаточные железы расположены симметрично, за исключением вида *Ch. piger*, у которого одна придаточная железа, расположенная с латеральной стороны непарного яйцевода. По форме резервуаров придаточных желез существуют различия: встречаются трубковидные, овальные, булабовидные, шаровидные и ветвистые органы. Резервуары передней и задней пар придаточных желез у одного вида могут различаться по форме. У *M. amita*, *M. domestica* первая пара придаточных желез имеет трубковидную форму, вторая – овальную; у *V. quinquefasciata* первая пара – яйцевидной формы, а вторая – трубковидной. У *V. quinquefasciata* резервуары двух придаточных желез, сливаясь, перед входом в вагину образуют общий короткий проток. Для *M. amita*, *M. domestica* характерно то, что вторые пары придаточных желез имеют плохо различимые протоки. У двух видов мух-кровососок придаточные железы представляют сильно разветвленную систему трубочек, напоминающую желточники трематод. У *H. equina* резервуары передних пар придаточных желез представляют собой малоразветвленную систему, а вторая пара – сильно древовидноразветвленную. Такие преобразования желез связаны с развитием личинки в матке до последних личиночных стадий. Значительное разрастание железистых отделов обусловливает усиление секретобразования и поступления секрета в матку. В данном случае придаточные железы достаточно длительный период времени осуществляют трофику развивающегося организма в матке.

Протоки придаточных желез открываются у большинства видов ниже протоков семяприемников на месте перехода медиального яйцевода в вагину; у трех видов – *O. euura*, *C. munda*, *T. erythrocephala* они входят на вершине бурсы. У *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis*, *S. stercoraria* протоки придаточных желез открываются в средней части вагины с дорсальной стороны. Протоки

двух пар придаточных желез у *M. amita*, *M. domestica* открываются ниже места впадения протоков семяприемников. Особое расположение имеют протоки двух пар придаточных желез *V. quinquefasciata*: протоки от первой пары придаточных желез открываются в передней части вагины так же, как и у большинства видов двукрылых; протоки второй пары придаточных желез сливаются в непарный проток, который входит в вагину ниже протоков семяприемников. Все эти протоки придаточных желез и семяприемников находятся с дорсальной поверхности вагины. У *H. equina* протоки двух придаточных желез входят в передний конец маточно-влагалищной трубки.

У вида *G. intestinalis* обнаружены два мешковидных образования, отходящих у основания вагины и имеющих неясное функциональное значение.

Семенники у двукрылых парные. Исключение представляет семенник, обнаруженный у вида *N. bispinosa*. Он дифференцирован на два отдела: дистальный, в виде симметрично расположенных парных трубок, и проксимальный — в виде одной трубки. Семенники отличаются по окраске и форме. Семенники *N. bispinosa* окрашены в ярко-желтый цвет, у *G. intestinalis* — темно-коричневый. У остальных видов окраска варьируется от бледно-красного до темно-красного. У изученных видов двукрылых описаны семенники разной формы: овальные, трубковидные, закрученные в спираль, стручкообразные и гантелевидные. Наиболее длинный трубчатый семенник характерен для вида *H. equina*.

Систему выводящих протоков представляют парные семяпротоки и непарный семяизвергательный канал. У вида *G. intestinalis* семенники незаметно переходят в пигментированный семяпроток. У вида *A. glaucescens* семяпротоки до половины своей длины окрашены в красный цвет. У *S. munda* описан самый короткий семяпроток. Вид *N. bispinosa* отличается от всех остальных видов отсутствием семяпротоков. Семяизвергательный канал по толщине у одних видов имеет две величины, а у других и несколько. У многих видов этот непарный канал сверху вниз суживается, а у *M. junctus* и *L. buccata*, наоборот, сверху вниз утолщается. У *N. bispinosa* семяизвергательный канал извилистый.

У вида *S. munda* обнаружен семенной мешок, или семенной пузырек, представленный трубковидным органом, у всех остальных видов этот орган отсутствует.

У исследованных видов *A. flavoguttatus*, *S. clunipes*, *O. euura*, *A. glaucescens*, *A. divisa*, *M. amita*, *M. domestica*, *M. stabulans* в строении мужского полового аппарата имеется сходство, заключающееся в отсутствии придаточных желез. Виды *M. junctus*, *L. buccata*, *N. bispinosa*, *O. comosa*, *L. caesar*, *L. sericata*, *C. vicina*, *S. haemorrhoidalis*, *Ch. piger*, *T. errans*, *G. intestinalis*, *P. vagans* имеют по одной паре придаточных желез; у *S. munda*, *H. equina*, *T. erythrocephala* их две пары. Придаточные железы у этих видов имеют вид длинных трубчатых органов, либо они шаровидны, встречается и

двулопастевидная форма. У некоторых видов описаны две пары придаточных желез, отличающиеся друг от друга по строению. У *C. munda* первая пара двулопастевидная, а вторая – трубчатая. У *H. equina* обе пары придаточных желез одинаковы.

### 3.2 Сравнительная гистология органов репродуктивной системы двукрылых

Анализ гистологического строения яичника исследуемых видов двукрылых позволил выделить характерные особенности: у *Nephrotoma bispinosa* обнаружены 7 стадий развития ооцита и фолликулов, у *Machimus junctus* – 8, у *Chironomus piger*, *Chrysops relictus*, *Bombylius discolor*, *Sphegina clunipes*, *Ceroxys munda*, *Timia erythrocephala*, *Orellia euura*, *Scatophaga stercoraria*, *Musca amita*, *Musca domestica*, *Lucilia caesar* и *Lucilia sericata* – 6, у *Hippobosca equina*, *Sarcophaga haemorrhoidalis* и *Tachina errans* – 5; у *Hippobosca equina*, *Sarcophaga haemorrhoidalis*, *Tachina errans* в стадиях развития фолликулов отсутствует формирование хориона, что связано с живорождением.

Трофocyты у большинства исследуемых видов достигают максимальной величины на 3 и 4 стадиях развития фолликулов. Фолликулярные клетки в начале вителлогенеза начинают приобретать удлинённую, призматическую форму, что говорит об их активном функциональном состоянии. В период интенсивного вителлогенеза происходит процесс уплощения фолликулярного эпителия, что связано с формированием хориона и деградацией и обезвоживанием клеток. У *Chironomus piger* ооцит сопровождается одним трофocyтом, а у остальных видов питающих клеток несколько.

Изученные нами виды двукрылых насекомых имеют семенник, состоящий только из одного фолликула. Исследованные виды двукрылых с наличием всех периодов и стадий клеток, представленные в гонаде имаго, можно подразделить на две группы: два вида *Orellia euura* и *Ceroxys munda* отличаются строением семенников, которые характеризуются цистным характером сперматогенеза; для видов *Sphegina clunipes*, *Sarcophaga haemorrhoidalis*, *Leucophora buccata*, *Acanthocnema glaucescens*, *Musca amita*, *Musca domestica* характерен сперматогенез без образования цист. Апоикальная клетка обнаружена на дистальном конце в семеннике *Ceroxys munda*. Апоикальная клетка находится в окружении большого количества сперматогониев, далее в зоне роста расположены цисты сперматocyтов. У некоторых видов (*Machimus junctus*, *Timia erythrocephala*, *Hippobosca equina*, *Nephrotoma bispinosa*, *Gasterophilus intestinalis*) в семенниках на стадии имаго обнаруживаются сперматиды и сперматозоиды или только сперматозоиды.

Гистоструктура семяприемников изученных видов имеет сходные признаки: внутренняя полость выстлана хитиновой интимой, эпителий представлен высокими призматическими клетками со значительной

вакуолизацией цитоплазмы, снаружи одетой соединительнотканной оболочкой.

Женские придаточные железы большинства видов состоят из кубического или призматического эпителия; обнаружены апокриновый и голокриновый типы секреции. У живородящих видов эпителий придаточных желез сильно вакуолизирован.

Проводящие пути самок изученных видов характеризуются сходным строением эпителия, мышечной и соединительнотканной оболочки. Гистоструктура мешковидных образований у желудочного овода отличается хитиновой интимой, представленной длинными хитиновыми иглами, каждая из которых является производной клеток эпителия, но функция органа остается неясной.

Мужские придаточные железы у разных видов обнаруживают сходство в строении железистого эпителия и наличии соединительнотканной оболочки. Проводящие пути самцов характеризуются развитием призматического эпителия, мышечной оболочки из кольцевых и продольных волокон и поверхностной соединительнотканной оболочки.

### 3.3 Обсуждение результатов исследований

Исследований по морфологии репродуктивной системы представителей отряда двукрылых недостаточно в связи с громадным количеством таксономических групп и видов. Работы по сравнительной морфологии систем органов личинок двукрылых свидетельствуют о сложных и многообразных путях развития отряда, возникновении в процессе эволюции сходных тенденций развития в разных группах. Н.А. Кривошеина считает (1969), что эволюция двукрылых идет в двух направлениях: 1) общее прогрессивное направление развития; 2) специализация, связанная с преобразованием отдельных групп органов.

Сравнительный анализ морфологии репродуктивной системы у изученных видов имагинальных стадий двукрылых насекомых, наряду с установлением общих закономерностей в дифференциации на основные органы, обнаруживает также признаки специализации в строении, характерные для разных видов и родов и обусловленные экологией этих групп.

В результате исследования строения репродуктивной системы двукрылых из 16 семейств было установлено, что женская репродуктивная система всех изученных видов двукрылых дифференцируется на следующие органы: яичники, латеральные яйцеводы, медиальный яйцевод, вагину, семяприемники и придаточные железы. В то же время специфические особенности морфологии проявляются в развитии таких органов, как бурса, матка, дивертикулы, мешковидные образования и придаточные железы.

Каждый яичник насекомых состоит из того или иного количества овариол или яйцевых трубочек. Функциональное значение яичников в том, что именно в них происходит гаметогенез и образуются яйцеклетки. Как известно, потенциальная плодовитость, по В.А. Дербеневой-Уховой (1942), представляет собой число яйцевых трубок, а не абсолютное число потомков одной самки. Этой точки зрения придерживаются большинство исследователей в области морфологии репродуктивной системы насекомых. В то же время некоторые авторы, говоря о потенциальной плодовитости, приводят абсолютное число потомков одной самки.

Анализ плодовитости проведен по 148 видам, 9 семействам, что опубликовано в литературе, а также по нашим данным по изучению двукрылых 20 видов из 15 семейств. Установлена зависимость морфологии яичников от экологии и биологии размножения, а также от их систематического положения. При сравнении потенциальной плодовитости разных видов подотрядов двукрылых у длинноусых двукрылых, откладывающих яйца в воду, по сравнению с короткоусыми плодовитость очень высокая (число овариол от 200 до 779). Эта закономерность выявлена не только у двукрылых насекомых, она установлена для всех развивающихся в воде форм животных.

Значительно снижается потенциальная плодовитость у видов, относящихся к подотряду короткоусых, которые откладывают яйца или личинки в наземные субстраты или в ткани растительного и животного происхождения. Кроме того, представители этого подотряда имеют громадное разнообразие в биологии размножения, типах развития и экологии видов. У яйцекладущих фитофагов, нектарофагов – представителей семейств Syrphidae, Otitidae, Ulididae, Tephritidae количество яйцевых трубок колеблется от 115 до 250. По типу питания их личинки относятся к сапрофагам и фитофагам.

Согласно литературным данным, наиболее изучены морфология репродуктивной системы и показатели потенциальной плодовитости представителей семейств Muscidae, Fannidae и Calliphoridae. По типу питания имаго этих семейств представляют в основном полифагов, копрофагов, много сапрофагов, наряду с которыми встречаются и факультативные гематофаги, в частности среди настоящих мух. Яйца они откладывают в различные субстраты растительного и животного происхождения. При сопоставлении числа овариол выявляются некоторые характеристики разных семейств: более монотонная картина у видов семейства Muscidae или более вариативная у представителей семейства Calliphoridae. Последняя, возможно, обусловлена большим разнообразием биологии размножения и развития видов. Среди настоящих мух максимальное количество яйцевых трубок достигает 188, а у большинства группы – меньше 100. Такие же колебания чисел овариол характерны для представителей семейства Fannidae. Каллифориды характеризуются большим числом яйцевых трубок и

значительной вариабельностью в пределах исследованных видов в сравнении с настоящими мухами. Вероятно, это связано с особенностью развития: наряду с яйцекладущими многие представители семейства способны задерживать оплодотворенные яйца в половых путях самок, и из только что отложенных яиц вылупляются личинки. Многие виды из этих групп названы живородящими (яйцезиворождение).

У представителей семейств *Sarcophagidae* и *Tachinidae* по сравнению с другими семействами двукрылых количество овариол не очень высокое. Они живородящие, и живорождение связано с появлением матки. По трофическим связям среди них встречаются и полифаги, копрофаги, фитофаги, в питании личинок наблюдается переход к паразитизму.

Особое положение занимают виды семейства *Gasterophilidae*, *Hypodermatidae*, *Hippoboscidae*, которые являются специализированными группами, переходящими к разным формам паразитизма. Здесь наблюдается альтернативное развитие в строении яичника и потенциальной плодовитости видов: с одной стороны – подкожных и желудочных оводов, с другой – мух-кровососок. Первая группа отличается высоким уровнем потенциальной плодовитости (число овариол от 700 до 450), вторая – самым низким ее уровнем среди двукрылых (число овариол снижается до двух, и, если учитывать попеременное функционирование правой и левой овариол, то оно может рассматриваться как одно). С чем связаны такие морфофункциональные изменения? Количество яйцевых трубок у желудочных и подкожных оводов достаточно высокое. Желудочные оводы относятся к яйцекладущим, а подкожные – к живородящим. Имаго во взрослом состоянии у обоих семейств не питается. Облигатными паразитами в жизненном цикле этих видов являются личинки, которые приносят значительный вред теплокровным животным.

У представителей семейства *Hippoboscidae* имаго переходит к облигатному паразитизму, и у разных видов проявляется менее или более тесная связь с хозяином. У облигатных гематофагов мух-кровососок яйцевых трубок только две. Подтверждается положение В.А. Догеля (1954) о том, что процесс олигомеризации органов связан с морфологической и физиологической концентрацией органов и функций. Мухи-кровососки среди других представителей двукрылых насекомых достигли совершенства в живорождении (Ulrich, 1963; Яковлев, 1974). Репродуктивная система этих видов характеризуется развитием и дифференциацией матки, и в связи с усилением роли в трофике зародыша придаточных желез они отличаются по строению и функционированию от таковых у других видов. Придаточные железы приобретают значительную разветвленность, что ведет к повышению секреторной активности. Ю.А. Захваткин (1977) отмечает: «Многочисленные примеры вторичной полимеризации и столь частые примеры вторичной олигомеризации числа овариол свидетельствуют о реальной сложности и противоречивости развития полового аппарата насекомых. И лишь

параллелизмы в строении и функции половых аппаратов вскрывают общие закономерности преобразований размножения, среди которых выделяются явления полимеризации и олигомеризации».

Проведенные нами исследования яичников некоторых семейств отряда двукрылых, а также привлечение для сравнения литературных данных по другим семействам позволяют сделать следующие выводы:

- длинноусые двукрылые по сравнению с короткоусыми имеют высокую потенциальную плодовитость, что обусловлено откладкой яиц в воду и развитием личиночной формы в водной среде;
- число овариол у видов, переходящих к паразитизму, в зависимости от того, какая стадия жизненного цикла становится облигатным паразитом (личинка или имаго), позволяет обнаружить две тенденции развития. Первая проявляется в увеличении количества овариол, она наблюдается у видов (сем. *Gasterophilidae*, *Hypodermatidae*), у которых имаго афаги, а образующиеся многочисленные личинки являются облигатными паразитами животных; вторая, напротив, – в уменьшении числа овариол до двух (по одной в каждом яичнике) у видов (сем. *Hippoboscidae*), где имаго переходит к облигатному паразитизму, то есть происходит снижение потенциальной плодовитости, но увеличение срока развития зародыша в матке и всех стадий развития личинок почти до их окукливания (куклородные мухи).

Всем самкам изученных нами видов двукрылых свойствен поли-трофический тип строения овариол. Рост ооцитов в оогенезе связан с функционированием трофоцитов и фолликулярных клеток. В результате анализа гистоструктуры гонад и процесса оогенеза нами обнаружены у *M. junctus* 8 стадий развития ооцита и фолликулов, у *N. bispinosa* – 7, у *Ch. piger*, *C. relictus*, *Bombylius discolor*, *S. clunipes*, *C. munda*, *T. erythrocephala*, *O. euura*, *S. stercoraria*, *M. amita*, *M. domestica*, *L. caesar* и *L. sericata* – 6, у *H. equina*, *S. haemorrhoidalis* и *T. errans* – 5. У *H. equina*, *S. haemorrhoidalis*, *T. errans* в стадиях развития фолликулов отсутствует процесс формирования хориона, что связано с живорождением. Фолликулярные клетки в начале вителлогенеза начинают приобретать удлиненную, призматическую форму, что говорит об их активном функциональном состоянии; в период интенсивного вителлогенеза происходит процесс уплощения фолликулярного эпителия, что связано с формированием хориона, деградацией и обезвоживанием клеток.

У всех исследованных видов в вителляррии количество фолликулов варьируется от 3 до 7, за исключением вида *H. equina*, у которого одна яйцевая камера. Ю.А. Захваткин (1975) отмечает, что у живородящих и паразитических насекомых вителляррий редуцирован или вообще отсутствует. Каждый фолликул содержит ооцит и синцитиальную питающую камеру с определенным числом высокоплоидных трофических клеток. Трофоциты большинства исследуемых видов достигают максимальной величины на 3 и 4 стадиях развития фолликулов. У разных видов обнаружены отличия в

размерах трофоцитов, клеток фолликулярного эпителия и их ядер. У всех изученных нами видов ооцит сопровождается несколькими питательными клетками, за исключением вида *Ch. piger*, у которого ооцит снабжен одним трофоцитом. У живородящих видов (*H. equina*, *T. errans*, *S. haemorrhoidalis*) стадии оогенеза сравнительно с другими видами укорочены.

Система протоков, выводящих яйца из яйчника, представлена латеральными и медиальными яйцеводами. Нами подтверждена зависимость между длиной яйцеводов и особенностями биологии развития вида. У живородящих видов *H. equina*, *O. comosa*, *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis*, *T. errans* обнаружены более длинные яйцеводы по сравнению с яйцекладущими видами. Подобная корреляция между длиной яйцеводов и биологией размножения вида отмечена также К. Dhileepan и др. (1988).

Только у одного вида *G. intestinalis* в заднем отделе медиального яйцевода нами обнаружены два дивертикула неясного функционального значения. Подобные структуры описаны в половой системе *Mesembrina meridiana* В.А. Дербеневой-Уховой (1942) и названы ею придаточными пузырьками.

Медиальный яйцевод переходит в вагину, представляющую трубчатый отдел. У некоторых видов этот отдел может дифференцироваться с образованием таких органов, как бурса или матка.

Специфично строение репродуктивной системы у видов *C. munda* (сем. Otitidae), *T. erythrocephala* (сем. Ulididae), *O. euura* (сем. Tephritidae), для которых характерно развитие непарной совокупительной сумки, или бурсы. В совокупительную сумку сперма выбрасывается до вхождения в семяприемники. Наличие или отсутствие копулятивной сумки обусловлено спецификой биологии размножения и особенностью копуляции видов.

Среди насекомых копулятивная сумка свойственна чешуекрылым, которые имеют два половых отверстия: первое выполняет копулятивную функцию, а второе служит для выхода оплодотворенных яиц (Пятин, 1989; 1990). Копулятивная сумка отмечена также у представителей отрядов Odonata и Coleoptera, но для них характерно наличие только одного полового отверстия (Srivastava et al, 1989; Andrew et al, 1994; Inambar et al, 1984). М.С. Гиляров (1970) утверждает: такие параллелизмы показывают, что при сходстве «общего плана строения», характеризующего тип, сходная смена сред обитания в течение филогенеза определяет и направление эволюции, в частности способов осеменения.

Нами описаны три типа строения матки: в виде двулопастного органа, непарного мешкообразного отдела и длинной трубки. Объем и форма матки зависят от количества развивающихся личинок и достижения ими определенных стадий развития. Индикатором интенсивных обменных процессов и дыхания являются многочисленные трахеи, пронизывающие стенки матки, что связано с трофикой и созреванием в ней зародыша. Другие особенности в строении органов репродуктивной системы относятся к морфофункциональному преобразованию придаточных желез, редукции

частей яйца (хориона и желтка), смены функций серозы и развития ее как трофической оболочки. Возникновение матки у живородящих мух связано с задержкой в отделе влагалища оплодотворенных яиц, где происходит их развитие до личиночных стадий (Шванвич, 1949; Тыщенко, 1977; Яковлев, 1974).

Семяприемник играет важную роль: в нем семя долго сохраняет жизнеспособность и способность к оплодотворению, особенно у тех насекомых, которые имеют лишь одну копуляцию за всю жизнь. Яйца при откладке в момент прохода снабжаются из семяприемника спермиями.

В отличие от других отрядов насекомых, у двукрылых в большинстве случаев обнаружены три семяприемника. Однако изученные нами виды *Ch. piger* и *G. intestinalis* имеют соответственно один и два семяприемника. У вида *H. equina* они отсутствуют. Интересен факт о живородящих видах жуков *Chrysomelidae*, для которых характерна тенденция к исчезновению сперматеки (Bontems, 1984). Выявленные особенности строения резервуаров и протоков семяприемников разных видов двукрылых (сближение, образование общей оболочки резервуаров и протоков) позволяют сделать заключение о тенденции олигомеризации этих органов. Подобные факты описаны З.Д. Сергеевой и В.Г. Левковичем (1961). У *M. junctus* (сем. *Asilidae*) резервуары двух семяприемников имеют одинаковые размеры, тогда как третий отличается меньшим размером. У *T. errans* (сем. *Tachinidae*) резервуар одного семяприемника крупнее, чем два других. По И.Д. Белановскому (1951), имеются сведения, что у тахины *Tachina civilis* более сильно развит и функционирует как семяприемник только средний из них, два боковых не играют роль семяприемника, а выполняют, по-видимому, какую-то другую, невыясненную функцию.

Протоки семяприемников в большинстве случаев имеют отдельный вход или на границе медиального яйцевода и вагины, или в вагину с дорсальной поверхности. Протоки трех семяприемников у *M. junctus* при входе в вагину тесно сближаются друг с другом и одеваются общей оболочкой. Подобный факт описан у журчалки *Eristalis taenax* (сем. *Syrphidae*), когда протоки трех сперматек объединяются в единственный канал до входа в генитальную камеру (Sareen et al, 1989).

Нами установлено, что изученные виды имеют одну или две пары придаточных желез, что подтверждает описания анатомического строения репродуктивной системы двукрылых. Женские придаточные железы выделяют липкий секрет, склеивающий яйца в кладке или способствующий прикреплению яиц к субстрату. В некоторых случаях этот секрет служит трофическим материалом для питания развивающихся зародышей (Шванвич, 1949; Bequaert, 1953; Иванова-Казас, Кричинская, 1988).

У изученной нами лошадиной кровососки имеются две пары придаточных желез, семяприемники отсутствуют. В отношении придаточных желез мух-кровососок имеются противоречивые суждения. У вида

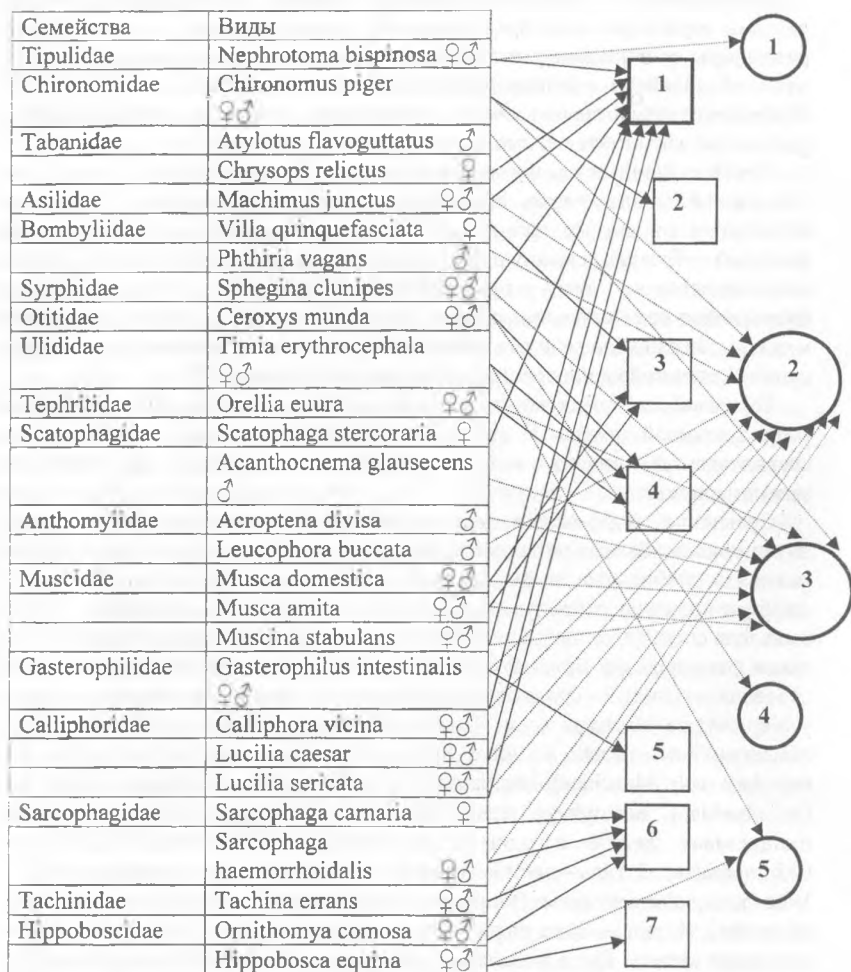
*Melophagus ovinus* по Н. Ulrich (1963) они описываются как два семяприемника, в то время как H.S. Pratt (цит. по Т.Н. Досжанову, 1980) рассматривает эти органы как передние придаточные железы. Сравнительный анализ гистологического строения органов репродуктивной системы изученных нами представителей отряда двукрылых показывает, что резервуары семяприемников характеризуются наличием хитиновой интимы, что обусловлено эктодермальным происхождением этих органов. Исключение представляет имаго хирономиды, у которого в мешковидной сперматеке хитиновая интима не обнаружена.

Среди изученных нами видов мух только у *G. intestinalis* обнаружены два объемистых мешковидных образования у основания вагины. Эти органы отличаются от других органов особенностью гистологического строения: эпителий образует сложную хитиновую интиму, состоящую из тонких многочисленных игл, принадлежащих каждой клетке. Однако функциональное значение органа остается неясным. Пара железистых мешков, связанных с генитальной камерой и половыми протоками, описана у самки пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Strong, 1981).

С целью систематизации разных морфологических типов строения репродуктивной системы изученных видов двукрылых нами проведен сравнительный анализ и сделана попытка установить некоторые закономерности.

Сравнение морфологии репродуктивной системы изученных видов двукрылых позволило установить специфику дифференциации ее на органы, выделить стабильные и динамичные функциональные отделы. Наряду с дифференциацией репродуктивной системы на яичники, проводящие пути, выявлена специфика репродуктивной системы видов, которая проявляется в таком разнообразии придаточных половых органов, как (рисунок 1): 1 тип строения – развитие одной пары придаточных желез и трех семяприемников у *Nephrotoma bispinosa* (сем. Tipulidae), *Chrysops relictus* (сем. Tabanidae), *Machimus junctus* (сем. Asilidae), *Sphegina clunipes* (сем. Syrphidae), *Muscina stabulans* (сем. Muscidae), *Lucilia caesar*, *Lucilia sericata*, *Calliphora vicina* (сем. Calliphoridae), *Scatophaga stercoraria* (сем. Scatophagidae); 2 тип – одна придаточная железа и один семяприемник у *Chironomus piger* (сем. Chironomidae); 3 тип – две пары придаточных желез, три семяприемника у *Villa quinquefasciata* (сем. Bombyliidae), *Musca amita*, *Musca domestica* (сем. Muscidae); 4 тип – одна пара придаточных желез, три семяприемника и непарный орган – бурса у *Ceroxys munda* (сем. Otitidae), *Timia erythrocephala* (сем. Ulidiidae), *Orellia euura* (сем. Tephritidae); 5 тип – одна пара придаточных желез, два семяприемника, одна пара дивертикулов и два мешковидных образования у *Gasterophilus intestinalis* (сем. Gasterophilidae); 6 тип – одна пара придаточных желез, три семяприемника и матка у *Ornithomya comosa* (сем. Hippoboscidae), *Sarcophaga carnaria*, *Sarcophaga haemorrhoidalis*

Типы анатомического строения репродуктивной системы самок и самцов изученных видов отряда двукрылых



Примечания

1. □ - типы строения женской репродуктивной системы, ○ - типы строения мужской репродуктивной системы.

2. Цифрами обозначены нумерации типов.

Рисунок 1.

(сем. Sarcophagidae), *Tachina errans* (сем. Tachinidae); 7 тип – две пары придаточных желез и матка у *Hippobosca equina* (сем. Hippoboscidae).

Таким образом, в результате сравнительного анализа анатомического строения женской репродуктивной системы 22 изученных видов нами установлены 7 вариантов дифференциации на органы, которые могут быть представлены как типы строения. Большинство видов, относящихся к разным семействам, имеют репродуктивную систему первого типа. К этой группе двукрылых относятся яйцекладущие и яйцеживородящие виды, у которых яйца откладываются во влажную среду, на различные субстраты растительного и животного происхождения.

Все остальные типы являются более специализированными и характерны для таких видов, как *Ch. piger* (2 тип строения), *V. quinquefasciata*, *M. domestica*, *M. amita* (3 тип), *S. munda*, *T. erythrocephala*, *O. euura* (4 тип), *G. intestinalis* (5 тип), *S. carnaria*, *S. haemorrhoidalis*, *T. errans*, *O. comosa* (6 тип), *H. equina* (7 тип) (рисунок 1).

Мужская половая система изученных двукрылых включает комплекс типичных органов: парные семенники, парные семяпротоки и семяизвергательный канал. К специфичным органам репродуктивной системы самцов относятся придаточные железы и семенные мешки.

Семенники изученных видов двукрылых содержат пигменты, окрашивающие гонады в ярко-желтый, оранжевый, красный, коричневый цвета. Д. Гилмур (1968) отмечает, что в оболочке семенника содержится высокая концентрация изоксантоптерина. Он отмечает важную роль этих веществ в регуляции обменных процессов, связанных с размножением.

В семенниках проходит процесс сперматогенеза, формирования мужских половых гамет, или сперматозоидов. Мужские гонады обычно парные у насекомых, у изученного *N. bispinosa* семенник сливается в проксимальной части в единый орган и наполовину сохраняет парность в строении дистальных отделов гонады. Этот факт можно рассматривать как результат процесса олигомеризации семенника, который происходит у данного вида двукрылых путем слияния проксимальных отделов. Подобное строение описано у некоторых веснянок, перепончатокрылых и бабочек, когда правый и левый семенники срастаются друг с другом в непарное образование (Шванвич, 1949; Захваткин, 1986).

Изученные нами виды двукрылых насекомых имеют семенник, состоящий только из одного фолликула. В результате сравнительного анализа мы констатировали сперматогенез с наличием всех периодов и стадий клеток, представленных в гонаде имаго. В ряду видов двукрылых с таким типом сперматогенеза мы выделили две группы: а) *O. euura* и *S. munda*, которые характеризуются цистным характером сперматогенеза; б) виды *S. clunipes*, *S. haemorrhoidalis*, *L. buccata*, *A. glaucescens*, *M. amita* и *M. domestica*, у которых сперматогенез протекает без образования цист.

Анализируя все исследования по сперматогенезу насекомых, Э. Рузен-Ранге (1980) указывает на наличие цист у первичнобескрылых насекомых – у *Diplopoda*; у *Chilopoda* цист, возможно, нет, но имеются питающие клетки; у других насекомых обычно есть цисты с клетками различной степени дифференцировки.

У некоторых видов (*M. junctus*, *T. erythrocephala*, *A. glaucescens*, *H. equina*, *N. bispinosa*, *G. intestinalis*) в семенниках на стадии имаго нами обнаружены сперматиды и сперматозоиды или только сперматозоиды. Возможно, такие особенности в гистологическом строении семенника и сперматогенеза связаны с полициклическостью (поливольтинностью) или моноциклическостью (моновольтинностью) жизненного цикла видов. Вероятно, можно говорить о том, что у большинства видов сперматогонии и сперматоциты развиваются на стадии личинки и куколки, а семенники имаго содержат только сперматиды и сперматозоиды, или у видов с очень небольшой продолжительностью жизни взрослых особей содержатся только сперматозоиды. У видов с большой продолжительностью жизни взрослых особей в семеннике встречаются мейотические и премейотические стадии сперматогенеза (Рузен-Ранге, 1980).

По данным Э. Рузен-Ранге, в уникальных случаях у насекомых для семенника характерно развитие апикальной клетки. Последняя, впервые обнаруженная у чешуекрылых, описана в 11 случаях из 29 отрядов насекомых (в частности у *Protura*, *Orthoptera*, *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Diptera*). Считают, что апикальная клетка, появляющаяся в эмбриогенезе, является первым признаком дифференциации пола и дает начало всем структурам фолликула. Она функционирует только в период личиночного развития.

Мы обнаружили апикальную клетку у вида *S. munda* в гонаде на имагинальной стадии развития. Апикальная клетка находится в окружении большого количества сперматогониев, образующих затем цисты. Апикальная клетка может фагоцитировать остатки дегенерирующих сперматогониев, снабжать сперматогонии питательными клетками. Согласно Э. Рузен-Ранге, она не дает начала половым клеткам, но у двукрылых по крайней мере может давать начало интерстициальным клеткам и клеткам цисты. В целом значение апикальной клетки до сих пор оценивается разноречиво.

Видовая специфичность сперматогенного процесса выражается в характере динамики, то есть в числе сперматогонияльных митозов, которые определяют количество клеток в клоне, продолжительности стадий развития и числа клеток, которые abortируются на некоторых стадиях развития, и общем сперматогенезе. Кроме того, имеются бесчисленные качественные признаки видовой специфичности (Рузен-Ранге, 1980).

Проводящие сперму пути представлены парными протоками и семязвергательным каналом. У всех исследованных видов проводящие пути

выделены как самостоятельные отделы, за исключением *N. bispinosa* (сем. Tipulidae), который отличается от всех остальных видов отсутствием семяпротоков.

У вида *C. munda* (сем. Otitidae) обнаружены парные семенные мешки, или семенные пузырьки, у всех остальных видов этот орган отсутствует. В семенных мешках сперма накапливается перед выходом наружу. R.F. Chapman (1969) указывает, что у некоторых представителей Diptera обычно встречается непарный семенной пузырек.

Мы обнаружили у исследованных видов двукрылых неоднозначность в развитии придаточных желез: у одних видов они могут отсутствовать, у других их – одна пара, у третьих – две пары. Выделяемые секреты активируют движения сперматозоидов и вместе с тем побуждают самку к ускоренному формированию яиц. Существуют данные, что у стрекоз, не имеющих придаточных желез, функции выполняют семяпротоки и семенной мешок (Srivastava et al, 1987). Основная функция мужских придаточных желез заключается в формировании сперматофора, и потому железы наиболее сложно устроены у тех насекомых, для которых характерно сперматофорное оплодотворение (Гиляров, 1970; Тыщенко, 1977).

Наряду с общими закономерностями морфологической дифференциации репродуктивной системы самцов на органы, нами выделены специфические признаки, характерные для конкретных видов мух (рисунок 1): 1 тип строения – с одной парой придаточных желез и специфичным строением мужской половой системы, которая заключается в слиянии семенника его в непарный орган, и отсутствием семяпротоков у *Nephrotoma bispinosa* (сем. Tipulidae); 2 тип – с одной парой придаточных желез у видов *Chironomus piger* (сем. Chironomidae), *Machimus junctus* (сем. Asilidae), *Phthiria vagans* (сем. Bombyliidae), *Leucophora buccata* (сем. Anthomyiidae), *Ornithomya comosa* (сем. Hippoboscidae), *Gasterophilus intestinalis* (сем. Gasterophilidae), *Lucilia caesar*, *Lucilia sericata*, *Calliphora vicina* (сем. Calliphoridae), *Sarcophaga haemorrhoidalis* (сем. Sarcophagidae), *Tachina errans* (сем. Tachinidae); 3 тип – без придаточных желез у *Atylotus flavoguttatus* (сем. Tabanidae), *Sphegina clunipes* (сем. Syrphidae), *Orellia euura* (сем. Tephritidae), *Acanthocnema glaucescens* (сем. Scatophagidae), *Acroptena divisa* (сем. Anthomyiidae), *Musca amita*, *Musca domestica*, *Muscina stabulans* (сем. Muscidae); 4 тип – с двумя парами придаточных желез и одной парой семенных мешков у *Ceroxys munda* (сем. Otitidae); 5 тип – с двумя парами придаточных желез у *Timia erythrocephala* (сем. Ulididae), *Hippobosca equina* (сем. Hippoboscidae). С учетом особенностей придаточных половых органов сравнительный анализ изученных видов двукрылых позволяет выделить 5 типов строения мужской половой системы; наиболее часто встречаемыми являются 2 и 3 типы репродуктивной системы (рисунок 1). Три остальных типа представляют собой специализированные репродуктивные системы, характеризующиеся

развитием семенных мешков, двух пар придаточных желез, непарным семенником.

С целью установления корреляции между типами строения репродуктивных систем самки и самца исследованных видов, в связи с особенностями копуляции и осеменения, нами выделены 12 комплексов дифференциации репродуктивной системы на органы. Наиболее часто встречаемыми комплексами репродуктивных систем самок и самцов у исследованных видов двукрылых являются 1-2, 1-3 и 6-2. Первые два комплекса систем органов характерны для яйцекладущих или яйцеживородящих двукрылых; последний – для живородящих (личинкородных) мух.

Исходя из результатов исследований и систематизации морфологических особенностей репродуктивной системы двукрылых (рисунок 1), можно сделать заключение о том, что темпы морфологической эволюции органов репродуктивных систем самца и самки неодинаковы. Женская система обнаруживает более быстрые темпы изменений в строении органов, чем мужская система. Об этом может свидетельствовать факт установления 7 типов морфофункциональной дифференциации женской репродуктивной системы и 5 типов строения мужской системы.

По мнению В.Н. Беклемишева (1964), типы копуляции и копулятивных органов членистоногих представляют множество рядов развития, частью параллельных, частью дивергентных. Многообразие форм копуляции и оплодотворения в ряду насекомых является причиной возникновения разных типов строения женской и мужской систем. Для того, чтобы доказать параллельную эволюцию разных филогенетических линий, важно объяснить биологическую роль независимо приобретаемых признаков (Иорданский, 1979). Понимание функциональной обусловленности конкретных признаков сходства или различия между разными группами организмов позволяет правильно оценить характер их филогенетических отношений, с учетом адаптивности морфологических признаков.

Сложность систематизации морфологических признаков в ряду изученных видов двукрылых с целью установления закономерностей развития и филогении репродуктивной системы их органов состоит в том, что проблема существует даже в том, что считать примерами параллелизма или конвергентного сходства. Так, И.И. Шмальгаузен (1949) считал сходство представителей разных отрядов (например пухоедов и вшей), принадлежащих только к одному классу, подклассу и инфраклассу насекомых, не параллелизмом, а конвергенцией признаков. Учитывая сложность проблемы, М.С. Гиляров (1970) считает, что, как ни трактовать рассмотренные черты аналогичного сходства целого ряда основных признаков организации наземных членистоногих – как конвергенции или параллелизма, их выявление позволяет понять общее направление и

адаптивное значение изменения строения и отправления членистоногих при переходе к наземному образу жизни.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате сравнительного анализа анатомии женской репродуктивной системы 22 видов, относящихся к 16 семействам отряда двукрылых выделено 7 типов анатомического строения, которые, наряду с общей дифференциацией на яичники, латеральные и медиальный яйцеводы, вагину, имеют специфичность в наличии следующих органов: 1 – одной пары придаточных желез и трех семяприемников; 2 – одной придаточной железы и одного семяприемника; 3 – двух пар придаточных желез и трех семяприемников; 4 – одной пары придаточных желез, трех семяприемников и непарного органа бурсы; 5 – одной пары придаточных желез, двух семяприемников, двух дивертикулов и двух мешковидных образований; 6 – одной пары придаточных желез, трех семяприемников и матки; 7 – двух пар придаточных желез и матки.

В результате сравнительного анализа анатомии мужской репродуктивной системы 23 видов двукрылых, принадлежащих к 17 семействам, установлено 5 типов анатомического строения, которые, наряду с особенностями общего комплекса типичных органов (семенники, семяпротоки, семяизвергательный канал), характеризуются: 1 – одной парой придаточных желез и специфичным строением семенника, которое заключается в его олигомеризации путем слияния в непарный орган; 2 – одной парой придаточных желез; 3 – без придаточных желез; 4 – двумя парами придаточных желез и одной парой семенных мешков; 5 – двумя парами придаточных желез. Разнообразие репродуктивной системы двукрылых обусловлено особенностями экологии и биологии размножения этих групп.

В результате изучения на гистологическом уровне яичников и семенников выявлены особенности оогенеза и сперматогенеза на имагинальной стадии развития исследованных видов двукрылых. В яичниках разных видов описано от 3 до 8 стадий оогенеза. Семенники изученных видов двукрылых насекомых состоят только из одного фолликула. Сперматогенез у большинства видов протекает без образования цист, за исключением двух видов, где обнаружен цистный характер сперматогенеза (*Orellia euura*, *Ceroxys munda*).

Нашими исследованиями подтверждаются процессы полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в отношении яйцевых трубок и семяприемников.

На основании изучения сравнительной морфологии репродуктивной системы некоторых видов двукрылых сделаны следующие выводы.

## ВЫВОДЫ

1. В результате сравнительного анализа анатомии женской репродуктивной системы 22 видов, относящихся к 16 семействам отряда двукрылых, выделено 7 типов ее анатомического строения. Наряду с общей дифференциацией на яичники, латеральные и медиальный яйцеводы, вагину, установлено наличие или отсутствие ряда органов: придаточных желез, семяприемников, бурсы, дивертикулов, мешковидных образований и матки.
2. В результате сравнительного анализа анатомии мужской репродуктивной системы 23 видов двукрылых, принадлежащих 17 семействам, установлено 5 типов анатомического строения. Выявлены наличие общего комплекса типичных органов (семенники, семяпротоки, семяизвергательный канал), а также развитие или отсутствие придаточных желез и семенных мешков.
3. Длинноусые двукрылые отличаются от короткоусых высокой потенциальной плодовитостью (наибольшее количество яйцевых трубок в обоих яичниках достигает 430) в связи с откладкой яиц в воду; у короткоусых наблюдается тенденция к уменьшению числа овариол до двух в связи с разными формами экологической специализации, в частности с переходом к живорождению.
4. Анализ гистологического строения женских гонад позволил установить от 5 до 8 стадий развития ооцита и фолликулов у исследованных видов двукрылых.
5. Семенники изученных видов двукрылых насекомых состоят из одного фолликула. В семеннике имаго некоторых видов обнаружены все периоды сперматогенеза и соответствующие им стадии клеток. Для одних видов показан цистный характер сперматогенеза (*Orellia euura* и *Ceroxys munda*), для других – сперматогенез без образования цист (*Sphegina clunipes*, *Sarcophaga haemorrhoidalis*, *Leucophora buccata*, *Acanthocnema glaucescens*, *Musca amita* и *Musca domestica*).
6. Семяприемники репродуктивной системы самок исследованных видов двукрылых варьируются по числу и строению: три семяприемника, два из которых сближены (*Musca amita*); три семяприемника с двумя спаренными семяприемниками под общей оболочкой (*Lucilia caesar*); два семяприемника (*Gasterophilus intestinalis*); один семяприемник (*Chironomus piger*); отсутствие семяприемников (*Hippobosca equina*). Выявленные особенности строения резервуаров и протоков семяприемников разных видов двукрылых позволяют говорить о тенденции олигомеризации этих органов.
7. У исследованных видов описаны три типа строения матки: в виде двулопастного органа, непарного мешкообразного отдела и длинной

трубки. Объем и форма матки зависят от количества развивающихся зародышей и достижения ими определенных стадий развития.

8. Наибольшая дифференциация органов репродуктивной системы самцов и самок характерна для короткоусых двукрылых в связи с разнообразием биологии размножения, типов развития и экологии видов.

**Основное содержание диссертации изложено в следующих публикациях автора.**

1. Куанышбаева М.Г., Салина Р.М. К сравнительной морфологии воспроизводительной системы двукрылых (Insecta, Diptera) // Поиск. – 1999. – № 2. – С. 36-42.
2. Куанышбаева М.Ф., Салина Р.М. Аталық көбею мүшелерінің салыстырмалы анатомиясы // Биология, география және химия. – 1999. – № 2. 67-69 –Б.
3. Куанышбаева М.Г. Сравнительный анализ анатомических особенностей репродуктивной системы некоторых видов отряда Diptera (Insecta) // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана (Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика И.Г. Галузо, 6-8 апреля 1999 г.). Алматы: Tethys, 1999. – С. 128.
4. Куанышбаева М.Г., Салина Р.М. К сравнительной анатомии репродуктивной системы отряда Diptera (Insecta) // Достижения и перспективы развития коневодства в Казахстане (Материалы международной научно-практической конференции, посвященной памяти крупнейшего ученого-коневода Б.Х. Садыкова, 26-28 мая 1999 г.). Семипалатинск. 1999. – С. 215.
5. Куанышбаева М.Г. К сравнительной гистологии некоторых органов воспроизводительной системы двукрылых насекомых // Поиск. – 1999. – № 4-5. – С. 136-144.
6. Куанышбаева М.Г. Особенности гистоструктуры гонад некоторых видов двукрылых насекомых Diptera (Insecta) // Проблемы вузовской и прикладной науки в Республике Казахстан (Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика К.И. Сатпаева, 7-9 октября 1999 г.). I часть. Астана. 1999. – С. 236-238.
7. Куанышбаева М.Г. Анатомия воспроизводительной системы отдельных представителей семейств: Tipulidae, Asilidae, Otitidae, Ulididae, Tachinidae (Insecta, Diptera) // Поиск. – 2000. – № 2. – С. 32- 40.
8. Куанышбаева М.Г. Сравнительная морфология репродуктивной системы некоторых видов семейств Tabanidae, Bombyliidae, Syrphidae, Otitidae, Tephritidae (отряд Diptera) // Вестник КазГУ, серия биологическая. – 2000. – № 1 (9). – С. 104-111.

9. Куанышбаева М.Г., Досжанов Т.Н. Анатомия воспроизводительной системы двух видов мух-кровососок // Известия МО и Н НАН РК, серия биологическая и медицинская. – 2000. – № 3. – С. 40-43.
10. Куанышбаева М.Г. Биоморфология репродуктивной системы некоторых видов двукрылых (Insecta: Diptera) // Молодые ученые – 10-летию независимости Казахстана (Труды международной конференции, 9-10 апреля 2001 г.). II часть. Алматы. 2001. – С. 544-548.

Қуанышбаева Меруерт Ғалымқызы

**Кейбір қосқанатты насекомдардың көбею жүйелерінің морфологиясы (Insecta: Diptera)**

Биология ғылымдарының кандидаты ғылыми дәрежесін қорғау  
03.00.09 - энтомология

**ТҮЙІН**

Қосқанаттылар (Diptera) отрядының 17 тұқымдасына жататын 22 түрдің аналық және 23 түрдің аталық көбею мүшелерінің морфологиясы зерттелінді. Қосқанаттылардың 16 тұқымдасына жататын 22 түрдің аналық көбею жүйелерінің анатомиясын салыстырмалы талдау нәтижесінде аналық жыныс бездері, қос және дара жұмыртқа жолдары, қынаптың болуымен қатар төмендегідей мүшелердің жетілуімен ерекшеленетін анатомиялық құрылысының 7 типі анықталды: 1-бір жұп қосымша бездері және үш тұқымқабылдағыштар; 2-бір қосымша безі және бір тұқымқабылдағыш; 3-екі жұп қосымша бездері және үш тұқымқабылдағыштар; 4-бір жұп қосымша бездері және үш тұқымқабылдағыштар және сыңар мүше - бурса; 5-бір жұп қосымша бездері, екі тұқымқабылдағыштар, екі дивертикулдар және екі қапшық тәрізді мүшелер; 6-бір жұп қосымша бездері, үш тұқымқабылдағыштар және жатыр; 7-екі жұп қосымша бездері және жатыр, ал тұқымқабылдағыштары жоқ. 17 тұқымдасқа жататын қосқанаттылардың 23 түрінің аталық көбею жүйелерінің анатомиясының салыстырмалы анализі нәтижесінде жалпы мүшелер комплексі (аталық бездер, жұп аталық жолдар, тұқымшашқыш түтігі) болуымен қатар анатомиялық құрылысының 5 типі анықталды: 1-бір жұп қосымша бездері және олигомеризация жолымен сыңар мүшеге айналған аталық бездің ерекше құрылысы; 2-бір жұп қосымша бездері; 3-қосымша бездердің болмауы; 4-екі жұп қосымша бездері және бір жұп тұқым қапшықтары; 5-екі жұп қосымша бездері.

Зерттелген түрлердің аналық жыныс бездерінде оогенезді гистологиялық деңгейде зерттеу барысында ооциттің және фолликулдардың 5-тен 8-ге дейінгі даму сатылары сипатталды. Зерттелген қосқанаттылардың аталық бездері бір фолликулдан тұрады. Сперматогенез көптеген түрлерде циста түзбей жүреді, тек екі түрдің сперматогенезінде циста кездесті.

Алынған ғылыми нәтижелерді насекомдар биотехнологиясында, олардың сан мөлшерін реттеу жұмыстарында және жоғары оқу орындарында зоологиядан арнайы курстар оқытуда пайдалануға болады.

**The morphology of a reproductive system of some  
flies insects (Insecta: Diptera)**

Thesis for the Degree of the Candidate of Biological Sciences

03.00.09 - entomology

**SUMMARY**

The morphology of a female and male reproductive system of 28 species relating to 17 families of order Diptera is investigated.

As a result of the comparative analysis of anatomy of a female reproductive system of 22 species relating to 16 families of order flies are discharged 7 type of an anatomical constitution, which one alongside with common differentiation on ovaries, lateral and medial oviduct, vagina, have specificity of available following organs: 1 - one pair of accessory glands and three spermateca; 2 - one of accessory gland and spermateca; 3 - two pair of accessory glands and three spermateca; 4 - one pair of accessory glands, three spermateca and an impair organ – bursa copulatrix; 5 - one pair of accessory glands, two spermateca, two diverticulums and saccular formations; 6 - one pair of accessory glands, three spermateca and a uterus; 7 - two pair accessory glands and uterus, spermateca absent.

As a result of the comparative analysis of anatomy of a male reproductive system 23 species flies, inhering to 17 family, are established 5 type of an anatomical constitution, which one alongside with features of a common complex of representative organs (testis, vas ductus, ejaculatorius ductus) are characterized: 1 - one pair of accessory glands and specific constitution of a testis, which one is encompass byed oligomerizations it by coalescence in an impair organ; 2 - one pair of accessory glands; 3 - without accessory glands; 4 - two pair of accessory glands and one pair of vesicle seminal; 5 - two pair of accessory glands.

As a result of analysis at a histological level of an oogenesis in an ovary of the studied species are detected from 5 up to 8 stages of development of an oocyte and follicles. The testis of the studied species flies of insects consist only of one follicle. The spermatogenesis for the majority of species flows past without formation cyst, except for two species, where the cystic nature of a spermatogenesis is found.

The results of scientific work can be used in biotechnology of insects, study of their numbers regulation and during the lectures on special course of Zoology in High Schools.